第 38 卷第 2 期
2018 年 1 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.2
Jan.,2018

DOI: 10.5846/stxb201607261519

黄清荣,祁琳,柏新富.根环境供氧状况对盐胁迫下棉花幼苗光合及离子吸收的影响.生态学报,2018,38(2):528-536.
Huang Q R, Qi L, Bai X F.Effects of rhizosphere aeration on photosynthesis and ion absorption in cotton seedlings under salt stress.Acta Ecologica Sinica, 2018,38(2):528-536.

根环境供氧状况对盐胁迫下棉花幼苗光合及离子吸收的影响

黄清荣,祁 琳,柏新富*
鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

摘要:以溶液培养的棉花(*Gossypium hirsutum* L.)幼苗为材料,测定了不同盐胁迫程度和不同根环境供氧状况条件下棉花幼苗的叶片气体交换参数、叶绿素荧光参数和植株的 Na^+、K^+离子含量等的变化,以探索根环境供氧状况对盐胁迫下棉花光合作用和离子吸收的影响。结果表明,盐胁迫和根环境供氧不足均导致净光合速率下降。在处理后的前期,盐胁迫对棉花叶片光合作用的不利影响大于供氧不足(不通气)的影响,而后期根环境供氧不足的不利影响快速增大,并逐渐超过盐胁迫的影响。在低浓度盐胁迫和根环境不通气处理的初期,棉花叶片光合速率下降的主要原因是气孔因素(气孔关闭或部分关闭引起的 CO_2供应不足);随着盐胁迫程度的增大和胁迫持续时间的延长,光合速率下降的原因逐渐转变为非气孔因素(光合系统损伤引起的光合能力下降)。相同程度盐胁迫下,根环境通气处理的棉花叶片的净光合速率和 PSⅡ最大光化学效率等均显著高于根环境不通气处理的,说明根环境供氧不足加重了盐胁迫对光合作用的不利影响。对棉花植株各器官离子积累量的测定、分析发现,盐胁迫导致了棉花根系拒 Na^+、吸 K^+的能力和选择性运输 K^+的能力降低,使棉花根系和叶片的 Na^+含量增多、K^+含量减少、[Na^+]/[K^+]比值升高;而根环境通气则可显著提高盐胁迫下根系的拒 Na^+、吸 K^+能力和根系向叶片选择性运输 K^+的能力,降低根系和叶片的[Na^+]/[K^+]比值。试验还发现,根系 K^+、Na^+含量受盐胁迫的影响较大,而叶片 K^+、Na^+含量受根环境通气状况的影响更大一些。综合分析可见,盐胁迫和根环境供氧不足均可导致棉花叶片光合速率下降、光合机构损伤以及离子平衡失调,而根环境通气可以缓解盐胁迫对棉花叶片光合作用的不利影响、增加根系和叶片对 K^+的选择吸收和积累、降低[Na^+]/[K^+]比值,从而增强棉花植株对盐胁迫的适应性和抵抗力。

关键词:棉花;盐胁迫;供氧状况;光合作用;离子吸收

Effects of rhizosphere aeration on photosynthesis and ion absorption in cotton seedlings under salt stress

HUANG Qingrong, QI Lin, BAI Xinfu*
School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, *China*

Abstract: In this study, the effects of rhizosphere aeration on leaf photosynthesis and root ion absorption in hydroponically cultivated cotton seedlings under salt stress were investigated in terms of the changes in the leaf gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters, and Na^+ and K^+ contents. The results showed that net photosynthetic rates decreased under salt stress and hypoxia. In the early stages of stresses, salt stress caused a more severe effect on leaf photosynthesis than oxygen deficiency. In contrast, insufficient oxygen negatively affected leaf photosynthesis in the late stages of stress than salt stress. Under mild salt stress, the additional hypoxia stress resulted in a decrease in the net photosynthetic rate, mainly due to the stomatal factor (insufficient carbon dioxide resulting from stomata closure or contraction) rather than the

基金项目:国家自然科学基金项目(41271236)
收稿日期:2016-07-26; **网络出版日期:**2017-09-14

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: bxf64@163.com

effect of the photosynthetic apparatus. Non-stomatal factors (injury to the photosynthetic system) gradually lowered the net photosynthetic rate with intensified salt and prolonged hypoxia stresses. The net photosynthetic rates and maximum quantum efficiency of photosystem II in cotton leaves under rhizosphere aeration were significantly higher than those in cotton leaves without rhizosphere aeration under the same salt stress. It was suggested that oxygen deficiency in the root environment worsened the adverse effect of salt stress on photosynthesis. Ion accumulation in different organs of cotton seedlings indicated that salt stress reduced the capability of K^+ absorption, Na^+ exclusion, and the selective transportation of K^+, thus decreasing K^+ content and increasing Na^+ content and the $[Na^+]/[K^+]$ ratio both in roots and leaves. However, rhizosphere aeration could significantly improve the above conditions induced by salt stress, and reduce the $[Na^+]/[K^+]$ ratio. Moreover, K^+ and Na^+ contents in roots were more influenced by salt stress, whereas K^+ and Na^+ contents in leaves were more affected by rhizosphere aeration. In conclusion, salt stress and oxygen deficiency around roots can lead to the decline in the net photosynthetic rate, injury of photosynthetic apparatus, and a disorder in the ion balance in cotton seedlings. On the other hand, rhizosphere aeration could alleviate the adverse effects of salt stresses on photosynthesis, increase the selective absorption and accumulation of K^+ in roots and leaves, thereby reducing the ratio of $[Na^+]/[K^+]$, and improving the adaptability and resistance of cotton seedling to salt stress.

Key Words: cotton; salt stress; oxygen supplying condition; photosynthesis; ion absorption

土壤水分过多或土壤粘渍等造成的植物根系处于低氧胁迫状态会对植物生长发育产生一系列的不利影响,如根系因无氧呼吸中毒受伤、吸收能力下降、植株代谢和生长发育异常等[1-2]。一些水生植物因皮层细胞间隙较大和茎-根通气组织的存在可以通过茎向根系输送氧气,如水稻[3]、芦苇[4]等,而很多陆生植物茎叶向根系输送氧气的能力较差。已有研究显示,土壤板结可明显减少根系的氧气供应,抑制植物的生长[5-6]。土壤盐渍化则是影响植物生长、导致农作物产量降低的主要环境胁迫因子之一,盐胁迫对植物的直接伤害主要表现在渗透胁迫和离子毒害两方面[7-8]。渗透胁迫导致植物吸水困难,进而对其生长和代谢产生不利影响;离子毒害则会引起营养失衡、代谢紊乱等。植物根系是感知盐分的主要部位,盐胁迫会导致根系活力下降[9-10]。而土壤通气则可促进根系代谢,显著提高根系活力[6,11]。已有实验证明增加通气能够缓解盐胁迫对植物生长的不利影响[12-13]。但有关根际通气状况对盐胁迫下植物代谢及离子吸收和转运等的影响还少有报道。

棉花是典型的陆生深根系作物,通过茎-叶向根输送氧气的能力有限[13],改善根环境氧气供应状况可能有利于其生长和代谢。光合作用是植物最基本的生命活动,是对逆境胁迫影响最为敏感的生理过程之一。本实验以水培棉花幼苗为材料,探索盐胁迫下根环境供氧状况对其光合作用和根系 Na^+、K^+吸收、转运的影响,为土壤盐渍化棉区棉花的种植和水气耦合灌溉提供参考。

1　材料与方法

1.1　试验材料

本实验供试棉花(*Gossypium hirsutum* L.)品种为新农抗 13 号。种子先在蛭石基质中育苗,待子叶展开后移入 Hoagland 营养液中培养,待幼苗长出 2 片真叶时选择长势一致的幼苗为实验材料。培养环境温度为 22℃(不照光时)至 27℃(照光时),光照强度为(500±25) μmol m^{-2} s^{-1},每天光照 14h。培养期间用气泵给培养液通气(每隔 10min 通气 10min)。

1.2　试验设计

将选取的幼苗固定于培养杯中,缓苗 2d 后进行盐胁迫和通气状况处理。盐胁迫的 NaCl 浓度分别为 0、100、200、300mmol/L,通气状况为通气(每隔 10min 通气 10min)和不通气两种,交叉组合形成 8 个处理,即 A:通气+ 0mmol/L NaCl;B:不通气+ 0mmol/L NaCl;C:通气+100mmol/L NaCl;D:不通气+100mmol/L NaCl;E:通

气+ 200mmol/L NaCl;F:不通气+ 200mmol/L NaCl;G:通气+ 300mmol/L NaCl;H:不通气+ 300mmol/L NaCl。每处理 5 个培养杯、每杯盛培养液 2L、栽幼苗 1 株(用泡沫板固定浮于营养液中,不通气处理的缝隙处用凡士林密封以减少培养液与空气的接触),处理过程中每天用抽气后的蒸馏水补充培养杯内因植株蒸腾消耗的水量,每 10d 更换 1 次培养液(不通气处理的更换培养液后通入氮气,使其含氧量快速降至 0.3mmol/L 以下)。培养液含氧量用 Pro ODO 光学溶解氧测定仪(YSI 公司,美国)监测。通气处理 A、C、E、G 的培养液中氧气浓度始终维持在 6.8—7.5mg/L,而不通气处理 B、D、F、H 的培养液中氧气浓度在 0.3mg/L 以下。胁迫处理的持续时间为 30d,处理开始后每 6 天测定一次光合气体交换参数和叶绿素荧光参数,处理后的第 30 天取样烘干用于 Na^+、K^+含量测定。

1.3 测定方法

1.3.1 光合气体交换参数的测定

用 TPS-2 型光合测定系统(PP System,USA)测定,测定光强为(800±10) μmol m^{-2} s^{-1}。净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、空气 CO_2浓度(atmospheric CO_2 concentration, C_a)、细胞间隙 CO_2浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)等由测定系统直接获得。各处理均选择上数第一个成熟叶为测定对象,每处理重复测定 5 个植株的 5 个叶片。

1.3.2 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数用 Handy-PEA 便携式植物效率分析仪(Hansatech,UK)测定。激发光强度为 3000μmol m^{-2} s^{-1},暗适应时间不少于 15min,记录时间 1s。荧光参数由 Handy PEA 软件直接从测定结果中导出。每个处理重复测定 15 个叶片。

1.3.3 Na^+、K^+含量测定及选择性吸收、转运系数计算

取 70℃烘干的材料,参照王宝山和赵可夫[14]的方法提取 Na^+、K^+。溶液中 Na^+、K^+含量采用 GBC-932B 型原子吸收分光光度计(GBC,AU)测定。根系 K^+、Na^+选择性吸收系数(Selective absorption coefficient, $AS_{K,Na}$)和根中 K^+、Na^+向叶的选择性转运系数(Selective transportation coefficient, $TS_{K,Na}$)参照杨升等[15]的方法计算:

$$AS_{K,Na}=\text{根系}([K^+]/[Na^+])\ /\text{根环境}([K^+]/[Na^+])$$

$$TS_{K,Na}=\text{叶片}([K^+]/[Na^+])/\text{根系}([K^+]/[Na^+])。$$

1.4 数据处理

光合气体交换参数和 Na^+、K^+含量测定 5 个重复,叶绿素荧光参数重复测定 15 个叶片。测定结果以“平均值±标准差”计,用 Origin 7.5 和 SPSS 17.5 作图和进行统计分析。

2 结果分析

2.1 培养液通气状况对盐胁迫下棉花叶片光合速率的影响

各处理棉花叶片的净光合速率(P_n)变化如图 1。由图 1 可见,盐胁迫和培养液供氧不足均导致 P_n下降,且随着处理时间的延长逐渐降低(C—通气+100mmol/L NaCl 处理例外,其 P_n在盐胁迫处理后前 6 天下降,随后有逐渐恢复的趋势,说明棉花幼苗对低浓度的盐胁迫有很好的适应性)。比较通气和不通气处理的叶片 P_n的变化可以发现,通气供氧的 A、C、E、G 组的叶片 P_n均显著高于相同盐胁迫程度下不通气处理的 B、D、F、H 组($P<0.05$)。对不同程度盐胁迫在通气供氧和不通气条件下导致的 P_n降低幅度的计算结果(图 2)显示,盐胁迫导致的棉花叶片 P_n的下降幅度在培养液不通气时明显大于通气供氧的。在 100、200、300mmol/L NaCl 胁迫下,通气供氧的 C、E、G 处理的叶片 P_n与对照相比分别下降了 10.8%、47.1%和 78.9%,而不通气处理的 D、F、H 组分别下降了 67.2%、87.4%和 98.4%,也就是说,在缺氧(不通气)条件下,棉花叶片光合作用受盐胁迫的影响更大。两因素方差分析结果(表 1)也显示,盐胁迫与通气状况对棉花叶片 P_n的影响存在极显著的交互作用($P<0.01$)。另由图 3 可见,棉花叶片 P_n在盐胁迫处理后迅速下降,6d 后降幅减缓;而供氧不足的导

致的 P_n 下降幅度在处理 6d 后快速增加,并逐渐超过盐胁迫的影响。

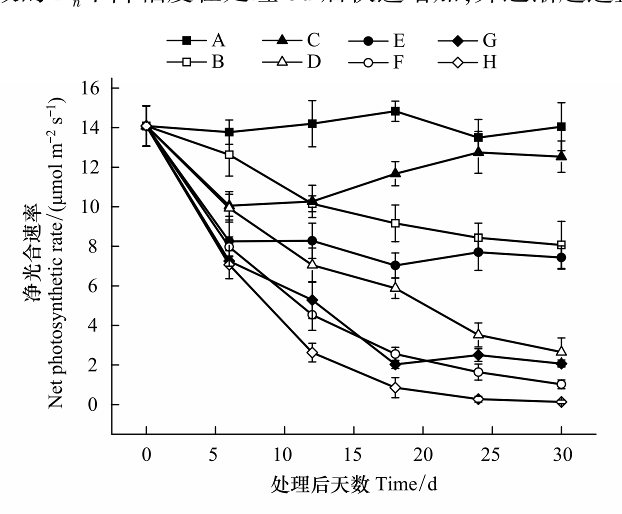
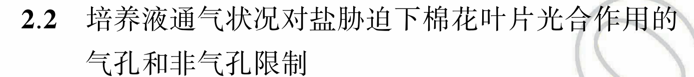


图 1　各处理棉花叶片净光合速率随处理时间的变化

Fig.1　Changes of P_n in leaves of cotton plants with the treatment time extendedin different treatments



A:通气+ 0mmol/L NaCl;B:不通气+ 0mmol/L NaCl;C:通气+ 100mmol/L NaCl;D:不通气+100mmol/L NaCl;E:通气+ 200mmol/L NaCl;F:不通气+ 200mmol/L NaCl;G:通气+ 300mmol/L NaCl;H:不通气+ 300mmol/L NaCl

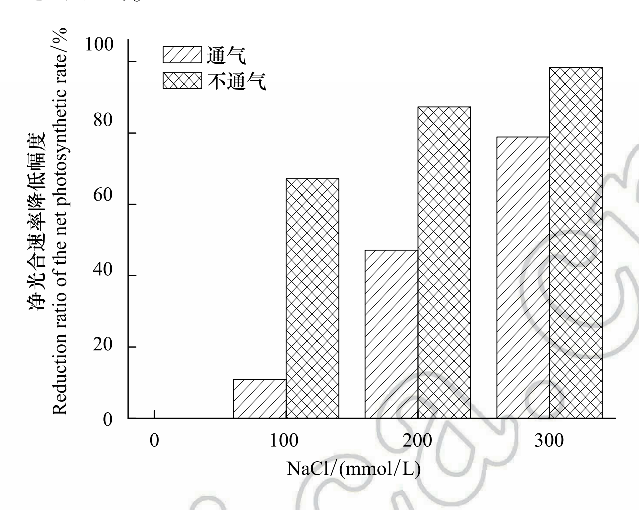


图 2　不同通气条件下棉花叶片净光合速率降幅随盐胁迫程度增加的变化(处理后 30d)

Fig.2　The salt-resulted reduction ratio of P_n under different ventilation (30days after treatment)

净光合速率降低幅度(%)=(NaCl 浓度为 0 时的净光合速率均值-相应 NaCl 浓度下的净光合速率均值)/NaCl 浓度为 0 时的净光合速率均值×100%

2.2　培养液通气状况对盐胁迫下棉花叶片光合作用的气孔和非气孔限制

对各处理的细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)(图 4)和净光合速率(P_n)(图 1)变化趋势的分析发现,在根环境通气条件下,处理 A(对照)叶片的 C_i 相对稳定,P_n 也处于较高水平;处理 C(通气+100mmol/L NaCl 处理)的 C_i 和 P_n 先同步小幅降低随后逐渐恢复至接近对照的水平;处理 E(通气+200mmol/L NaCl 处理)的表现为 C_i 和 P_n 在实验处理期间一直呈降低趋势;处理 G(通气+300mmol/L NaCl 处理)的 C_i 先降低后快速升高、P_n 始终呈降低趋势。而在根环境不通气(氧气供应不足)条件下,处理 B(不通气+0mmol/L NaCl 处理)的 C_i 和 P_n 一直呈降低趋势;处理 D(不通气+100mmol/L NaCl 处理)和 F(不通气+200mmol/L NaCl 处理)的就表现为 C_i 先降低后快速升高、P_n 一直降低;处理 H(不通气+300mmol/L NaCl 处理)的则表现为 C_i 持续升高、P_n 持续降低。依据 Farquhar 等[16]和许大全[17]的观点,可以认为处理 B、C、E 光合速率下降的原因是气孔因素(气孔关闭或部分关闭导致的 CO_2 供应不足)造成的;处理 D、F、G 光合速率下降的原因前期是气孔因素造成的、后期则是非气孔因素(光合机构受损导致的叶肉细胞光合活性降低)引起的;而处理 H 光合速率下降的原因则始终是非气孔因素。可见,随着盐胁迫程度的增大和胁

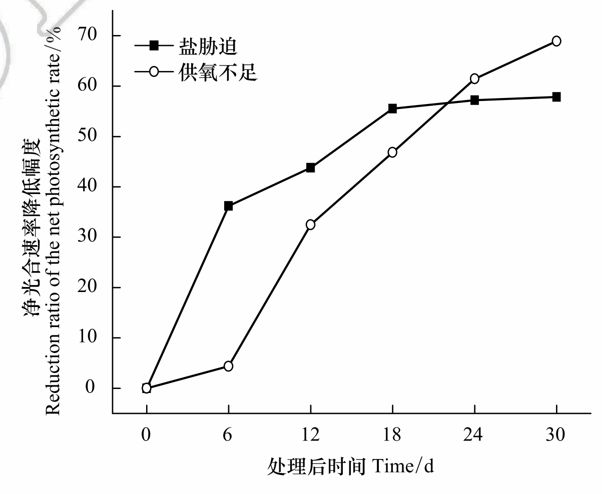


图 3　盐胁迫和供氧不足导致的净光合速率降幅随处理时间的变化

Fig.3　The reduction ratio of P_n resulted by salt stress and inadequate oxygen with the treatment time extended

净光合速率降低幅度(%)=(无盐胁迫或供氧充足下的净光合速率均值-盐胁迫或供氧不足下的净光合速率均值)/无盐胁迫或供氧充足下的净光合速率均值×100%

迫持续时间的延长,棉花叶片光合速率下降的原因逐渐由 CO_2 供应不足转变为光合机构的损伤,而根环境供氧不足可缩短盐胁迫引起光合机构受损所需要的时间,同时加重其受损伤程度。

表 1 盐胁迫和通气状况对棉花叶片光合参数和植株 Na^+、K^+ 吸收影响的方差分析表

Table 1 Two-ways ANOVA on the P_n, Fv/Fm, Na^+ contents, K^+ contents and [Na^+]/[K^+] in cotton seedlings under different treatments

变异来源 Sources of variation		P_n	Fv/Fm	根系 Root			叶片 Leaf		
				Na^+含量 Na^+ content	K^+含量 K^+ content	[Na^+]/[K^+]	Na^+含量 Na^+ content	K^+含量 K^+ content	[Na^+]/[K^+]
盐胁迫	F	309.13	677.65	991.39	253.27	832.00	5772.34	87.66	617.79
Salt stress	P	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
通气状况	F	716.78	1491.85	0.14	127.93	38.51	7387.97	463.03	1352.99
Ventilation	P	0.000	0.000	0.710	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
交互作用(盐胁迫×通	F	37.79	190.28	0.043	1.19	11.40	1405.88	45.52	302.44
气状况)Interaction	P	0.000	0.000	0.988	0.347	0.000	0.000	0.000	0.000

P_n 和 Fv/Fm 的方差分析依据处理后 30d 的测定结果进行

2.3 培养液通气状况对盐胁迫下棉花叶片叶绿素荧光参数的影响

为了进一步探明盐胁迫和根环境供氧状况对棉花叶片光合机构的影响,实验测定了各处理的叶绿素荧光参数变化,结果显示:处理 A、B、C 和 E 的初始荧光(Fo)和光系统Ⅱ最大光化学效率(Fv/Fm)变化较小(处理 E 的变幅稍大于处理 A、B、C);处理 F、G 和 H 的 Fo 先升高后又快速下降、Fv/Fm 则是持续下降;处理 D 的 Fo 一直升高、Fv/Fm 一直下降,但其变化幅度明细小于处理 F、G 和 H(图 5)。比较相同盐胁迫程度下通气和不通气处理的 Fv/Fm 变化发现,通气供氧处理的叶片 Fv/Fm 均显著高于不通气组($P<0.05$)。Fo 升高和 Fv/Fm 降低是光合机构受损伤、光能转化效率下降的指示[18],Fo 的降低更是表明非光化学能量消耗以及光合色素的破坏[19]。由此可见,低浓度盐胁迫(处理 C)和根环境供氧不足但无盐胁迫(处理 B)条件下,棉花叶片光合机构受影响较小;随着盐胁迫程度增大和根环境供氧不足,光合机构受伤害的程度加重;相同盐胁迫程度下,根环境供氧不足更是加速了光合机构的损伤和光合色素的破坏。盐胁迫与通气状况对棉花叶片 Fv/Fm 影响的两因素方差分析结果(表 1)也显示,两者对棉花叶片 Fv/Fm 的影响存在极显著的交互作用($P<0.01$)。另外,由图 6 可见,在处理后的前期盐胁迫对叶片光合机构的影响较大(Fv/Fm 下降幅度较大),而后期(10d 后)根环境供氧不足的不利影响快速增大,并逐渐超过盐胁迫的影响。

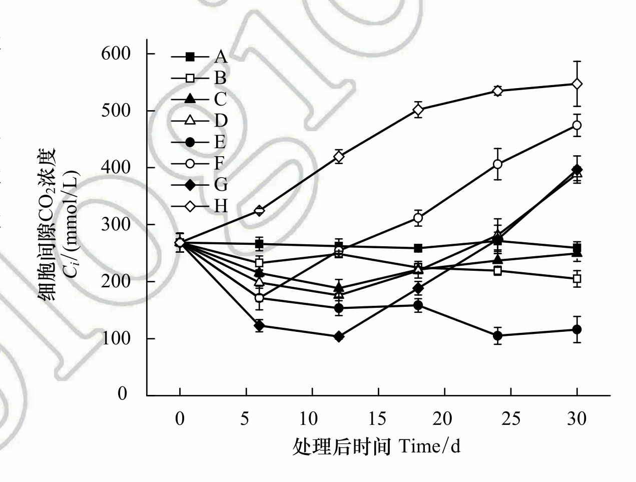


图 4 各处理棉花叶片细胞间隙 CO_2 浓度随处理时间的变化

Fig.4 Changes of intercellular CO_2 concentration (C_i) in leaves of cotton plants with the treatment time extendedin different treatments

A:通气+ 0mmol/L NaCl;B:不通气+ 0mmol/L NaCl;C:通气+ 100mmol/L NaCl;D:不通气+100mmol/L NaCl;E:通气+ 200mmol/L NaCl;F:不通气+ 200mmol/L NaCl;G:通气+ 300mmol/L NaCl;H:不通气+ 300mmol/L NaCl

2.4 培养液通气状况对盐胁迫下棉花植株 Na^+、K^+ 吸收的影响

对各个处理棉花植株根系和叶片 Na^+、K^+ 含量、[Na^+]/[K^+]及 Na^+、K^+ 吸收、转运系数的测定、计算结果如表 2、表 3。由表 2、表 3 可见,根系和叶片的 K^+ 含量均随盐胁迫程度的增加而降低,而 Na^+ 含量和[Na^+]/[K^+]则呈增加的趋势。说明,根环境 Na^+ 浓度升高可阻碍根对 K^+ 的吸收,从而导致植株体内 Na^+ 积累和 K^+ 缺乏,这与已有的研究结果一致[20]。比较根环境供氧状况不同的各处理根系和叶片 Na^+、K^+ 含量及[Na^+]/

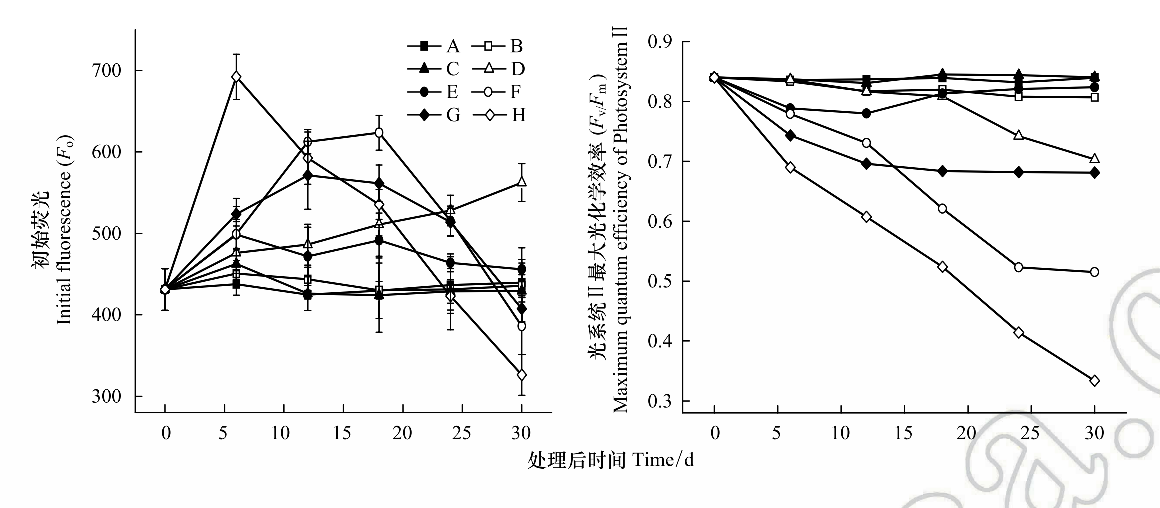


图 5　各处理棉花叶片叶绿素荧光参数 *Fo* 和 *Fv/Fm* 随处理时间的变化

Fig.5　Changes of *Fo* and *Fv/Fm* in leaves of cotton plants with the treatment time extended in different treatments

A:通气+ 0mmol/L NaCl;B:不通气+ 0mmol/L NaCl;C:通气+100mmol/L NaCl;D:不通气+100mmol/L NaCl;E:通气+ 200mmol/L NaCl;F:不通气+ 200mmol/L NaCl;G:通气+ 300mmol/L NaCl;H:不通气+ 300mmol/L NaCl

[K^+]比值的差异性可见,根环境通气(氧充足)的植株根系和叶片的 K^+含量均显著高于不通气(供氧不足)的($P<0.05$);根系 Na^+含量两者差异不显著($P>0.05$),叶片 Na^+含量则是前者显著低于后者($P<0.05$);根系[Na^+]/[K^+]在高浓度盐胁迫时前者显著低于后者($P<0.05$)、在低浓度盐胁迫(100mmol/L NaCl)时两者差异不显著($P>0.05$);叶片[Na^+]/[K^+]则是前者显著低于后者($P<0.05$)。表明,根环境通气可以减少 Na^+的吸收和积累,降低[Na^+]/[K^+]。

对盐胁迫和根环境通气状况对棉花根系和叶片 Na^+、K^+吸收和积累影响的两因素方差分析发现(表 1),除了根环境通气状况对根系 Na^+含量影响不显著($P>0.05$)外,其他均达极显著水平($P<0.01$),且盐胁迫对根系 Na^+、K^+含量和[Na^+]/[K^+]影响的 F 值远大于根环境通气状况;而根环境通气状况对叶片 Na^+、K^+含量和[Na^+]/[K^+]影响的 F 值大于盐胁迫,说明根系 K^+、Na^+含量受盐胁迫的影响较大,而叶片 K^+、Na^+含量受根环境通气状况的影响较大。两因素交互作用的分析结果则显示,盐胁迫与通气状况交互作用对根系 K^+、Na^+含量影响不显著($P>0.05$)、而对叶片 K^+、Na^+含量和[Na^+]/[K^+]存在极显著的影响($P<0.01$)。也就是说,盐胁迫主要影响根系吸 K^+、拒 Na^+的能力,而盐胁迫、根环境通气状况以及两者的交互作用均对根系向地上部选择性转运 K^+而控制 Na^+的能力有显著影响,且以根环境通气状况的影响较大。

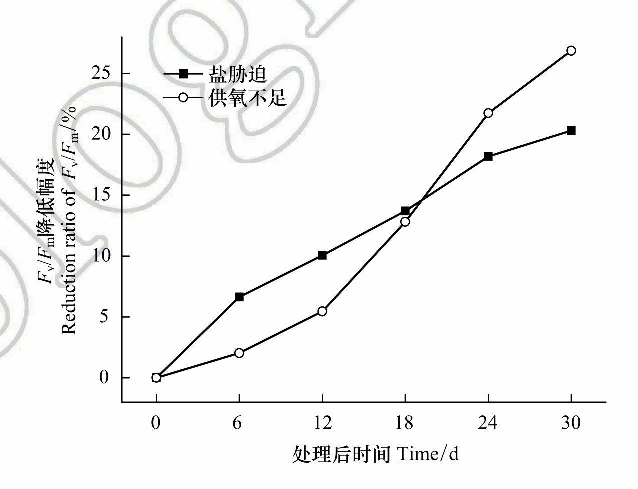


图 6　盐胁迫和供氧不足导致的 *Fv/Fm* 降低幅度随处理时间的变化

Fig.6　The reduction ratio of *Fv/Fm* resulted by salt stress and inadequate oxygen with the treatment time extended

Fv/Fm 降低幅度(%)= (无盐胁迫或供氧充足下的 *Fv/Fm* 均值-盐胁迫或供氧不足下的 *Fv/Fm* 均值)/无盐胁迫或供氧充足下的 *Fv/Fm* 均值×100%

对根系和叶片 K^+、Na^+选择性吸收系数和选择性运输系数的计算结果显示(表 2、表 3),根系 K^+、Na^+选择性吸收系数 $AS_{K,Na}$和 K^+、Na^+由根向叶片选择性运输系数 $TS_{K,Na}$均随盐胁迫程度的增加而降低,且相同盐胁迫程度下根环境通气处理的 $AS_{K,Na}$和 $TS_{K,Na}$均显著高于根环境不通气处理的($P<0.05$)。$AS_{K,Na}$越大,表明根系拒 Na^+、吸 K^+的能力越强,$TS_{K,Na}$越大,表明根系控制 Na^+、促进 K^+向叶片转运的能力越强[21-22]。由此可见,盐胁

迫可导致根系拒 Na^+、吸 K^+的能力和选择性运输 K^+的能力降低,而根环境通气则可显著提高盐胁迫下根系的拒 Na^+、吸 K^+能力和根系向叶片选择性运输 K^+的能力。

表 2 各处理棉花幼苗根部 K^+、Na^+含量、[Na^+]/[K^+]以及根 $AS_{K,Na}$

Table 2 K^+ and Na^+ contents and [Na^+]/[K^+] and $AS_{K,Na}$ in the roots of cotton seedlings underdifferent treatments

处理 Treatment	K^+含量 K^+ content/(mg/g DW)	Na^+含量 Na^+content/(mg/g DW)	[Na^+]/[K^+]	根 Root $AS_{K,Na}$
A	61.18 ±2.23a	0.18 ±0.01d	0.03 ±0.00f	0 e
B	51.64 ±2.96b	0.17 ±0.02d	0.03 ±0.00f	0 e
C	47.45 ±1.99c	12.72 ±1.12c	0.27 ±0.02e	62.48 ±5.79a
D	41.46 ±1.26d	12.71 ±0.73c	0.31 ±0.02e	54.52 ±4.15bc
E	41.78 ±0.98d	23.26 ±0.72b	0.56 ±0.02d	59.93 ±2.31b
F	33.60 ±0.79e	22.91 ±1.96b	0.68 ±0.07c	49.19 ±5.17c
G	34.46 ±1.10e	35.41 ±1.05a	1.03 ±0.05b	48.69 ±2.40c
H	27.17 ±0.66f	35.07 ±1.88a	1.29 ±0.07a	38.81 ±2.09d

介质中[K^+] = 6mmol/L;数据后标记字母不同表示差异显著($P<0.05$);A:通气+ 0mmol/L NaCl,Aeration + 0mmol/L NaCl;B:不通气+ 0mmol/L NaCl,No aeration + 0mmol/L NaCl;C:通气+100mmol/L NaCl,Aeration+100mmol/L NaCl;D:不通气+100mmol/L NaCl,No aeration + 100mmol/L NaCl;E:通气+ 200mmol/L NaCl,Aeration + 200mmol/L NaCl;F:不通气+ 200mmol/L NaCl,No aeration + 200mmol/L NaCl;G:通气+ 300mmol/L NaCl,Aeration + 300mmol/L NaCl;H:不通气+ 300mmol/L NaCl,No aeration + 300mmol/L NaCl

表 3 各处理棉花幼苗叶片 K^+、Na^+含量、[Na^+]/[K^+]以及叶 $TS_{K,Na}$

Table 3 K^+ and Na^+ contents and [Na^+]/[K^+] and $TS_{K,Na}$ in the leaves of cotton seedlings under different treatments

处理 Treatment	K^+含量 K^+ content (mg/g DW)	Na^+含量 Na^+content (mg/g DW)	[Na^+]/[K^+]	叶 Leaf $TS_{K,Na}$
A	41.59 ±2.32a	0.10 ±0.00g	0.02 ±0.00g	1.27 ±0.12c
B	40.66 ±1.98ab	0.12 ±0.01g	0.03 ±0.00g	1.18 ±0.19c
C	39.11 ±1.25ab	6.63 ±0.66f	0.17 ±0.02f	1.59 ±0.13b
D	24.32 ±1.06c	18.42 ±0.45d	0.76 ±0.04c	0.40 ±0.02d
E	38.89 ±0.73b	14.34 ±0.53e	0.37 ±0.02e	1.51 ±0.04b
F	22.86 ±1.13c	41.94 ±1.34b	1.84 ±0.11b	0.37 ±0.04d
G	38.03 ±0.33b	20.03 ±0.24c	0.53 ±0.01d	1.95 ±0.12a
H	19.85 ±1.50d	58.59 ±1.17a	2.96 ±0.17a	0.44 ±0.00d

3 讨论

植物根系生长环境影响着植株的生长状况[23],根环境盐分过多会造成植株吸水困难和体内离子平衡失调等,进而影响植物代谢和生长发育的各个方面[24],如:净光合速率降低、光合机构损伤、叶绿素含量减少、植物光合酶活性受抑制,以及植物体内钠钾比升高、矿质元素缺乏等[25]。根环境通气不良则会导致植株产生乙醇等有害物质,并造成植物代谢改变和光合速率的降低等[2,26]。

光合作用是植物生长的物质和能量基础,在逆境条件下,光合速率降低一方面是因为气孔导度降低导致二氧化碳供应不足,另一方面则是由叶绿体光合机构活力降低造成的[18]。本实验中,在根环境通气条件下,100mmol/L NaCl 和 200mmol/L NaCl 处理(处理 C、E)虽引起棉花叶片净光合速率的下降,但并未引起光合机构的损伤;300mmol/L NaCl 处理(处理 G)在处理 12d 后引起了光合机构的损伤;而在根环境不通气(缺氧)条件下,100mmol/L NaCl 处理(处理 D)对棉花叶片光合系统的影响与根环境通气条件下 300mmol/L NaCl 处理(处理 G)的类似,300mmol/L NaCl 处理(处理 H)更是在处理开始后很短时间内就导致了光合机构的损伤。由此可见,盐胁迫和低氧胁迫均直接影响棉花叶片的光合速率和光合器官的活性,盐胁迫程度增大和持续时间延长使棉花叶片光合作用逐渐由气孔限制(CO_2供应不足)转变为非气孔限制(光合器官受损、活性下降),

根际通气能够减轻盐胁迫对光合器官造成的损伤,而根环境供氧不足可加重其受损伤程度,同时缩短盐胁迫引起光合机构受损所需要的时间。

叶绿素荧光特性可以反映叶片光合机构对于光能的吸收、传输、消耗和分布状况,通常用来评价光合机构的性能以及环境压力的作用[18,27]。*Fo* 为光系统Ⅱ作用中心在全部开放时的荧光度量,*Fo* 升高和降低表明光合机构的损伤和光合色素的破坏[19];*Fv/Fm* 是表示光系统Ⅱ光化学效率大小的稳定指标,逆境导致叶片光合器官受损会使 *Fv/Fm* 显著降低[28]。本实验结果表明,在根环境通气条件下,低浓度盐胁迫(100—200mmol/L NaCl 处理)时,棉花叶片 *Fo* 和 *Fv/Fm* 变幅较小,即光合机构受影响较小;而根环境不通气(缺氧)条件下,100mmol/L NaCl 处理即可导致光合机构的损伤,随着盐胁迫程度增大光合机构受伤害程度加重,即根环境供氧不足加速了盐胁迫导致的光合机构损伤和光合色素的破坏。这一结果与光合气体交换参数所反映的情况一致。

进一步对根环境通气状况和盐胁迫对棉花叶片光合作用影响特点的分析发现,盐胁迫导致的棉花叶片净光合速率的下降幅度在培养液不通气时明显大于通气供氧的,即在缺氧(不通气)条件下,棉花叶片光合作用受盐胁迫的影响更大(图 2)。同时,在处理后的前期,盐胁迫对棉花叶片光合机构和净光合速率的不利影响大于供氧不足(不通气)的影响,而后期根环境供氧不足的不利影响快速增大,并逐渐超过盐胁迫的影响(图 3、图 6)。也就是说,盐胁迫对植物光合作用的不利影响在处理后快速显现,而根环境供氧不足的不利影响则相对滞后。这可能与盐胁迫会立即引起水分平衡失调,而供氧不足则是通过干扰根系呼吸作用和自由基代谢等来影响光合作用有关。

盐胁迫除了形成渗透胁迫外,还会对植物造成离子毒害,引起植物体营养元素缺乏,生长异常。在盐碱环境中,较高浓度的 Na^+ 常常会抑制 K^+ 转运蛋白,从而降低细胞对 K^+ 的吸收,而维持较高的[K^+]/[Na^+]比值是植物适应盐碱逆境的重要方式之一[29]。本实验通过分析棉花植株各器官离子的积累量显示,盐胁迫使棉花植株的 Na^+ 含量增多、K^+ 含量减少,[Na^+]/[K^+]比值升高,这与已有的相关研究结果相一致[30-31]。进一步分析盐胁迫和根环境通气状况对植株 Na^+、K^+ 吸收的影响发现,根系 K^+、Na^+ 含量受盐胁迫的影响较大,而叶片 K^+、Na^+ 含量受根环境通气状况的影响更大一些(表 1);盐胁迫可导致根系拒 Na^+、吸 K^+ 的能力和选择性运输 K^+ 的能力降低,而根环境通气则可显著提高盐胁迫下根系的拒 Na^+、吸 K^+ 能力和根系向叶片选择性运输 K^+ 的能力,最终表现为,在相同程度盐胁迫下,根环境通气(氧充足)可以显著增加根系和叶片对 K^+ 的吸收和积累,同时减少叶片对 Na^+ 的积累,从而显著降低根系和叶片的[Na^+]/[K^+]比值,有利于增强棉花植株对盐胁迫的适应性和抵抗力。

参考文献(References):

[1]　生利霞, 冯立国, 束怀瑞. 低氧胁迫下钙对樱桃根系功能及氮代谢的影响. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2209-2213.

[2]　Mi Y F, Ma X W, Chen S C. Resistant evaluation of kiwifruit rootstocks to root zone hypoxia stress. American Journal of Plant Sciences, 2013, 4(4): 945-954.

[3]　李奕林. 水稻根系通气组织与根系泌氧及根际硝化作用的关系. 生态学报, 2012, 32(7): 2066-2074.

[4]　潘澜, 薛立. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2662-2672.

[5]　Grzesiak S, Grzesiak M T, Hura T, Marcińska I, Rzepka A. Changes in root system structure, leaf water potential and gas exchange of maize and triticale seedlings affected by soil compaction. Environmental and Experimental Botany, 2013, 88(2): 2-10.

[6]　Niu W Q, Jia Z X, Zhang X, Shao H B. Effects of soil rhizosphere aeration on the root growth and water absorption of tomato. Clean-Soil Air Water, 2012, 40(12): 1364-1371.

[7]　Isayenkov S V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. Cytology and Genetics, 2012, 46(5): 302-318.

[8]　Forni C, Duca D, Glick B R. Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. Plant and Soil, 2017, 410(1): 335-356.

[9]　周万海, 冯瑞章, 师尚礼, 寇江涛. NO 对盐胁迫下苜蓿根系生长抑制及氧化损伤的缓解效应. 生态学报, 2015, 35(11): 3606-3614.

[10]　孟祥浩, 刘义国, 张玉梅, 张洪生, 穆平, 林琪. 不同小麦品种苗期抗氧化特性及根系活力对盐胁迫的响应. 麦类作物学报, 2015, 35

(8): 1168-1175.
[11] 郭超, 牛文全. 根际通气对盆栽玉米生长与根系活力的影响. 中国生态农业学报, 2010, 18(6): 1194-1198.
[12] Linthurst R A. An evaluation of aeration, nitrogen, pH and salinity as factors affecting *Spartina alterniflora* growth: a summary//Kennedy V S, ed. Estuarine Perspectives. New York: Academic Press, 1980: 235-247.
[13] 祁琳, 柏新富, 牛玮浩, 张振华. 根际通气状况对盐胁迫下棉花幼苗生长的影响. 植物学报, 2016, 51(1): 16-23.
[14] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 50-52.
[15] 杨升, 张华新, 刘涛, 武海雯, 杨秀艳, 倪建伟, 陈秋夏. NaCl 胁迫下沙枣幼苗的离子代谢特性. 林业科学研究, 2016, 29(1): 140-146.
[16] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.
[17] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
[18] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
[19] Li R H, Guo P G, Michael B, Stefania G, Salvatore C. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. Agricultural Sciences in China, 2006, 5(10): 751-757.
[20] 靳娟, 王依, 鲁晓燕, 林海荣, 崔辉梅. NaCl 胁迫对酸枣幼苗离子吸收与分配的影响. 园艺学报, 2015, 42(5): 853-862.
[21] 吴成龙, 周春霖, 尹金来, 刘兆普, 徐阳春, 沈其荣. NaCl 胁迫对菊芋幼苗生长及其离子吸收运输的影响. 西北植物学报, 2006, 26(11): 2289-2296.
[22] 王锁民, 朱兴运, 舒孝喜. 碱茅离子吸收与分配特性研究. 草业学报, 1994, 3(1): 39-43.
[23] Nakano Y. Response of tomato root systems to environmental stress under soilless culture. Japan Agricultural Research Quarterly, 2007, 41(1): 7-15.
[24] 柏新富, 卜庆梅, 谭永芹, 朱建军, 刘林德. NaCl 对渗透胁迫下三角叶滨藜光合作用和水分状况的调节. 植物学报, 2012, 47(5): 500-507.
[25] 朱义, 谭贵娥, 何池全, 崔心红, 张群. 盐胁迫对高羊茅(*Festuca arundinacea*)幼苗生长和离子分布的影响. 生态学报, 2007, 27(12): 5447-5454.
[26] Lin K H R, Weng C C, Lo H F, Chen J T. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. Plant Science, 2004, 167(2): 355-365.
[27] Lin Y C, Hu Y G, Ren C Z, Guo L C, Wang C L, Jiang Y, Wang X J, Phendukani H, Zeng Z H. Effects of nitrogen application on chlorophyll fluorescence parameters and leaf gas exchange in naked oat. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(12): 2164-2171.
[28] 薛延丰, 刘兆普. 不同浓度 NaCl 和 Na_2CO_3 处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响. 植物生态学报, 2008, 32(1): 161-167.
[29] 尚培培, 李丰先, 周宇飞, 彭峥, 高铭悦, 韩熠, 许文娟, 黄瑞冬. 混合碱($NaHCO_3$ 和 Na_2CO_3)胁迫对高粱幼苗渗透调节和离子平衡的影响. 生态学杂志, 2015, 34(7): 1924-1929.
[30] 刘畅, 于涛, 高战武, 于达夫, 蔺吉祥. 燕麦对松嫩草地三种主要盐分胁迫的生理适应策略. 生态学报, 2016, 36(21): 6786-6793.
[31] Saleh B. Effect of salt stress (NaCl) on biomass and K^+/Na^+ ratio in cotton. Journal of Stress Physiology & Biochemistry, 2011, 7(4): 5-14.